

УДК 582.688.3

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПУТИ ПАРЦИАЛЬНЫХ КУСТОВ БРУСНИКИ (*VACCINIUM VITIS-IDAEA* L.)

Л.В. Прокопьева, Н.В. Глотов

Проводилось изучение темпов развития парциальных кустов брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) в 1999-2002 гг. на территории государственного природного заповедника «Большая Кокшага» в четырех сосняках зеленомошных. Приводится характеристика исследованных местообитаний.

Наблюдение за маркированными парциальными кустами брусники в течение четырех лет выявило большое разнообразие онтогенетических путей. В статье в качестве примера приведены онтогенетические пути (102 варианта) парциальных кустов брусники, зарегистрированных в имматурном онтогенетическом состоянии. Для парциальных кустов, зарегистрированных в виргинильном (v) онтогенетическом состоянии, обнаружен 71 вариант онтогенетических путей, в молодом генеративном (g₁) – 67, в средневозрастном генеративном (g₂) – 45, в старом генеративном (g₃) – 29, в субсенильном (ss) – 13, в сенильном (s) – 5.

Во всех ценопопуляциях наблюдали гибель отдельных парциальных кустов, переходы с последовательным прохождением всех онтогенетических состояний, пребывание в одном онтогенетическом состоянии более одного года, пропуск онтогенетических состояний. В среднем наибольшая смертность парциальных кустов характерна для однолетних имматурных и субсенильных парциальных кустов – более 20%. Высокая гибель парциальных кустов обусловлена также экологическими условиями местообитания и условиями года. Чаще остаются в своем онтогенетическом состоянии однолетние имматурные и субсенильные парциальные кусты (40%), средневозрастные и старые генеративные парциальные кусты (55%).

Переход парциальных кустов в другое онтогенетическое состояние обусловлен целым рядом факторов. В качестве меры, определяющей переходы парциальных кустов в другие онтогенетические состояния, можно использовать индекс возрастности А.А. Уранова, характеризующий возрастные спектры. В разные годы парциальные кусты одного онтогенетического состояния дают различные спектры. В один и тот же год парциальные кусты одного онтогенетического состояния переходят в разные онтогенетические состояния.

Темпы развития растений

Под темпами развития понимается как время пребывания особи в определенном онтогенетическом состоянии, так и время прохождения жизненного цикла в целом. Темпы развития особей представляют собой один из существенных признаков популяций растений. Различие особей по темпам развития является одним из механизмов регулирования численности и возрастного состава ценопопуляций.

Длительными наблюдениями за маркированными растениями установлено, что на протяжении полного онтогенеза одной особи темпы ее

развития могут изменяться на разных этапах, особенно при большой его длительности. Возможные сочетания разных темпов развития на протяжении онтогенеза одной особи способны обеспечить многообразие путей онтогенеза благодаря неодинаковой длительности отдельных состояний и меняющейся их последовательности. Это расширяет адаптационные возможности популяции в разных экологических ситуациях, определяет ее гетерогенность, и, следовательно, ее устойчивость [6].

Длительность жизни растений зависит не только от биологических свойств вида, но и от условий произрастания. Чем более благоприятны условия произрастания, тем быстрее растения развиваются, тем меньше их долговечность. Наоборот, чем менее благоприятны условия произрастания (до определенного предела), тем медленнее они развиваются, тем дольше они живут [13].

Наблюдаемое многообразие путей онтогенетического развития представляет собой сложные адаптации организменного уровня к экстремальным ситуациям. Быстрые темпы развития не всегда служат показателем оптимальных условий. Разнообразие климатических, экологических условий и способов антропогенного воздействия способствует разным темпам развития особей во времени. В различных экологических ситуациях меняется не только общая продолжительность полного онтогенеза, отдельных периодов и состояний, но и их соотношения. Все это может вызвать серьезные изменения возрастной структуры ценопопуляций и ее динамики [5].

В литературе мало данных об исследованиях онтогенетических путей парциальных кустов брусники *Vaccinium vitis-idaea* L.

Так, Е.Е. Тимошок [15] указывает 3 пути онтогенеза парциальных кустов брусники:

I. $v \rightarrow g_1 \rightarrow g_2 \rightarrow g_3 \rightarrow ss \rightarrow s \rightarrow \text{отмирание}$

II. $v \rightarrow gp \rightarrow ss \rightarrow \text{отмирание}$

III. $v \rightarrow ss \rightarrow \text{отмирание}$

\downarrow
 $s \rightarrow \text{отмирание}$

\downarrow
 $s \rightarrow \text{отмирание}$

Первый путь онтогенеза характеризует нормальное развитие парциальных кустов – они последовательно проходят все онтогенетические состояния. Второй и третий путь онтогенеза характеризуют ускоренное развитие парциальных кустов с пропуском генеративного периода, gp – потенциально генеративные. В Западной Сибири в разных сообществах – от лесов подзоны северной тайги до подгольцевых редколесий и высокогорных тундр – большая часть парциальных кустов проходит второй путь онтогенеза, меньшая часть – первый. Третий путь онтогенеза характерен для ценопопуляций (ЦП) при длительной и интенсивной

рекреационной нагрузке (при вытаптывании и выпасе домашних животных в сосновых лесах в окрестностях городов, деревень и поселков) [15-17].

В.В. Шутов [21] для брусники выделяет нормальный и ускоренный, а также замедленный тип онтогенеза. Автор предлагает подразделять ускоренный тип онтогенеза на сокращенный и ускоренный, понимая под первым пропуски онтогенетических состояний, а под вторым уменьшение продолжительности периодов онтогенеза.

Исследование структуры ЦП брусники на Кольском полуострове в сосняках кустарничково-лишайниковых показало, что в зонах разрушения лесных экосистем (в 15 км от медно-никелевого завода) развитие большей части парциальных кустов брусники идет ускоренно, о чем свидетельствует возраст сенильных и субсенильных кустов, незначительно превышающий возраст взрослых виргинильных кустов [9].

Темпы развития парциальных кустов брусники

Изучение темпов развития парциальных кустов брусники проводили в 1999-2002 гг. на территории государственного природного заповедника «Большая Кокшага» в сосняках зеленомошных в пределах трех постоянных пробных площадей № 1, 3, 4 и 5.

Пробная площадь № 1 – сосняк. Квартал 65, выдел 33. В 1995 году здесь прошел низовой пожар. Возобновление основных лесообразующих видов отсутствует. Подлесок отсутствует. Характерно низкое общее проективное покрытие видов травяно-кустарничкового яруса, проективное покрытие брусники составляет 4,2%.

Пробная площадь № 3 – сосняк брусничный. Находится в охранной зоне заповедника. В 1972 году прошел пожар, который полностью уничтожил травяно-кустарничковый ярус. Возобновление отсутствует. В подлеске – рябина обыкновенная *Sorbus aucuparia* L., ель обыкновенная *Picea abies* (L.) Karst. в виде подроста. В нижних ярусах преобладают брусника (34,8%), лишайники (9,9%), марьянник луговой *Melampyrum pratense* L. (8,5%), зеленые мхи (6,6%).

Пробная площадь № 4 – сосняк зеленомошно-брусничный. Квартал 90, выдел 24. В данном сообществе был пожар в 1921 году. Возобновление отсутствует. В подлеске – можжевельник обыкновенный *Juniperus communis* L. В нижних ярусах преобладают зеленые мхи (59,7%), брусника (16,9%).

Пробная площадь № 5 – сосняк зеленомошно-брусничный. Квартал 65, выдел 33. Представляет собой посадки начала XX века после пожа-

ра. Возобновление отсутствует. Подрост *Picea abies*. В нижних ярусах преобладают зеленые мхи (51,3%), брусника (18,1%).

Зеленые мхи, встречающиеся на всех пробных площадях: *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum polysetum* Sw., *Polytrichum commune* Hedw.

Таксационные описания изученных пробных площадей даны в табл. 1. Изученные местообитания различаются по возрасту и полноте древостоя.

В пределах каждой пробной площади были проведены геоботанические описания. Пробные площади сравнивали по флористическому составу с помощью коэффициента общности Жаккара [7]. Полученные данные представлены в табл. 2. Все пробные площади достаточно сильно отличаются друг от друга по видовому составу. Так, коэффициент общности для всех сравниваемых пар не превышает 35%.

Таблица 1

Основные таксационные характеристики пробных площадей

№ пробной площади	Состав древостоя	Средний возраст	Класс возраста	Бонитет	Полнота	Сомкнутость
1	10С+Б	85	5	2	0,8	0,7
3	9С1Б	66	3	1	0,5	0,7
4	10С+Б	55	3	3	0,8	0,7
5	10С+Б	85	5	2	0,8	0,7

Таблица 2

Флористическое сходство пробных площадей (коэффициент общности Жаккара, %)

№ пробной площади	1	3	4
3	25,8	—	—
4	33,3	31,0	—
5	34,8	21,4	33,3

Геоботанические описания пробных площадей были обработаны по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова [20]. Анализ проводился с помощью программного комплекса «Ecoscale» [8]. Характеристика пробных площадей по балловым оценкам дана в табл. 3. Все пробные площади характеризуются довольно сходными экологическими условиями. По переменной увлажнения пробная площадь № 1 отличается наиболее высоким баллом (умеренно переменное увлажнение).

Изученные местообитания отличаются в основном небогатыми или переходными к довольно богатым, бедными азотом почвами. По кислотности почв пробные площади варьируют очень слабо. В основном, это слабокислые (пробные площади № 1, 4 и 5) или переходные к слабокислым (пробная площадь № 3) почвы.

Таблица 3

Балловая характеристика местообитаний (по шкалам Д.Н. Цыганова)

№ пробной площади	Нд (увлажнение почв)		Тг (богатство почв)		Nt (богатство почв азотом)		Rc (кислотность почв)		Lc (освещенность)		fH (переменность увлажнения)	
	Балл	Характеристика	Балл	Характеристика	Балл	Характеристика	Балл	Характеристика	Балл	Характеристика	Балл	Характеристика
1	12,68	влажнолесолуговой	5,29	небогатые / довольно богатые почвы	4,95	бедные азотом почвы	6,16	слабокислые	4,29	светлые леса	5,21	слабо переменное увлажнение / умеренно переменное
3	13,13	влажнолесолуговой / сыролесолуговой	4,88	небогатые почвы	4,27	бедные азотом почвы	5,32	кислые / слабокислые	4,55	светлые леса	4,65	слабо переменное
4	12,82	влажнолесолуговой	5,02	небогатые / довольно богатые почвы	4,82	бедные азотом почвы	6,06	слабокислые	4,45	светлые леса	4,59	слабо переменное
5	13,24	влажнолесолуговой / сыролесолуговой	5,35	небогатые / довольно богатые почвы	5,00	бедные азотом почвы	6,06	слабокислые	4,53	светлые леса	4,80	слабо переменное

В 1999 году было замаркировано около 2300 парциальных кустов брусники разных онтогенетических состояний (от имматурного до сенильного), за которыми велось наблюдение в течение 4 лет. Онтогенетическое состояние определяли раз в сезон, в августе, когда сформировались побеги текущего года. Кроме того, одновременно с маркировкой парциального куста (1999 г.) определялся его календарный возраст по морфологическим признакам. В качестве морфологических признаков учитывали число годовых приростов главной оси, а после ее отмирания число годовых приростов боковых осей последующих порядков; следы от почечных чешуй и их число; изменение размеров листьев в конце вегетации по сравнению с началом; число укороченных междоузлий в основании и на верхушке побегов; характер ветвления [1-4, 10, 14, 19].

Как было показано нами ранее [11, 12], значение календарного возраста, определенного двумя способами – по морфологическим и по анатомическим признакам (по числу годичных колец) – статистически не различается и возможно определение его по одному из них. Поэтому в полевых условиях, естественно, проще использовать определение календарного возраста именно по морфологическим признакам.

Были построены схемы онтогенетических переходов парциальных кустов, зарегистрированных в разных онтогенетических состояниях. В табл.4 в качестве примера представлены онтогенетические пути парциальных кустов, зарегистрированных в имматурном онтогенетическом состоянии. Важно отметить, что в данном случае мы не разделяем генеративные цветущие и генеративные не цветущие парциальные кусты. По морфологическим особенностям эти две категории довольно сходны, единственное их различие заключается в наличии или отсутствии генеративных органов [11]. Выявлено множество путей онтогенеза парциальных кустов брусники. К однолетним мы относим парциальные кусты, надземные побеги которых образовались в год начала наблюдений (1999 г.). К двухлетним парциальным кустам мы отнесли парциальные кусты, которые успешно перезимовали зиму 1998-1999 гг.

Во всех ЦП регистрировали гибель отдельных парциальных кустов, переходы с последовательным прохождением всех онтогенетических состояний, пребывание в одном онтогенетическом состоянии более одного года, пропуск онтогенетических состояний. Максимальное число пропущенных состояний, встреченное нами у брусники, равно 6, это – переход из имматурного сразу в отмирающее состояние. Интересно отметить, что все такие кусты на третий год наблюдения погибли. Как можно видеть из данных табл. 4, наблюдаются почти все возможные варианты онтогенеза, хотя частота их встречаемости довольно невелика.

Таблица 4

Онтогенетические пути парциальных кустов брусники, зарегистрированных в имматурном онтогенетическом состоянии (в таблице указано число парциальных кустов, развивающихся по данному онтогенетическому пути)

Год наблюдения				№ ценопопуляции							
1999	2000	2001	2002	1		3		4		5	
				Календарный возраст, лет							
				1	2	1	2	1	2	1	2
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
im	погиб			4		20	12	13	8	9	10
im	im	погиб						1	1	2	1
im	im	v	погиб							1	
im	im	v	v					1			
im	im	v	g ₁	1				2	1	1	
im	im	v	g ₂	3				1	2	2	
im	im	v	g ₃							1	
im	im	v	ss					1			
im	im	v	sc								1
im	im	g ₁	погиб						1	1	
im	im	g ₁	g ₁	1					2		
im	im	g ₁	g ₂	6	2	1		3	1	2	1
im	im	g ₁	g ₃	1					1	3	1
im	im	g ₁	ss	1							2
im	im	g ₁	s					4			
im	im	g ₁	sc						1		
im	im	g ₂	g ₂	4			1	1	3	2	
im	im	g ₂	g ₃	4		1		1	1	1	1
im	im	g ₂	ss	1						1	
im	im	g ₃	g ₃	3					1		
im	im	g ₃	ss	1				1	1	1	
im	im	ss	погиб							1	1
im	im	ss	s	1		1					
im	im	sc	погиб						1		1
im	v	v	g ₁						1		
im	v	v	g ₂					2	1	1	1
im	v	g ₁	погиб		1					2	
im	v	g ₁	g ₁						1	1	
im	v	g ₁	g ₂	5	6		2	3	14	4	6
im	v	g ₁	g ₃	1	1	1			1	3	6
im	v	g ₁	ss								1
im	v	g ₁	s						1		
im	v	g ₁	sc						1		
im	v	g ₂	погиб			1	1				
im	v	g ₂	g ₂	2	3	9			5	1	2
im	v	g ₂	g ₃	1	2	1			2	1	2
im	v	g ₂	ss				2			1	

Продолжение таблицы 4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
im	v	g ₂	sc				1				
im	v	g ₃	g ₃		1	1		1		1	
im	v	g ₃	ss		1						
im	v	ss	ss								1
im	v	ss	s						1		
im	v	ss	sc						1		
im	v	s	s		1						1
im	v	s	sc			1					
im	v	sc	погиб				2		1		
im	g ₁	погиб					1		2		3
im	g ₁	g ₁	погиб			1			1		1
im	g ₁	g ₁	g ₁						1		
im	g ₁	g ₁	g ₂	1	2		3	1	13	2	1
im	g ₁	g ₁	g ₃		3				1		2
im	g ₁	g ₁	ss						2		
im	g ₁	g ₁	sc			1					
im	g ₁	g ₂	погиб			3					3
im	g ₁	g ₂	g ₂	3	5		6		11	1	7
im	g ₁	g ₂	g ₃			2	2	1	4	1	10
im	g ₁	g ₂	ss		1						
im	g ₁	g ₂	s						2		
im	g ₁	g ₂	sc						1		1
im	g ₁	g ₃	погиб			1	1		1		1
im	g ₁	g ₃	g ₃		1		1	1	5	1	3
im	g ₁	g ₃	ss					1		1	1
im	g ₁	g ₃	s								2
im	g ₁	g ₃	sc			1	1				
im	g ₁	ss	погиб		1				1		
im	g ₁	ss	ss			1		1	1		
im	g ₁	ss	s		1						1
im	g ₁	ss	sc						1		1
im	g ₁	s	погиб			1					1
im	g ₁	s	s								1
im	g ₁	s	sc						2		
im	g ₁	sc	погиб		1		1	1	4	1	1
im	g ₂	погиб			2		1	1		1	1
im	g ₂	g ₂	погиб								2
im	g ₂	g ₂	g ₂	3	10	1	6	1	8		6
im	g ₂	g ₂	g ₃		3	1			3		6
im	g ₂	g ₂	ss		2				1		
im	g ₂	g ₂	sc								1
im	g ₂	g ₃	погиб							1	
im	g ₂	g ₃	g ₃	1	1				5		1
im	g ₂	g ₃	ss		3				1		2
im	g ₂	g ₃	s								1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
im	g ₂	g ₃	sc		1						
im	g ₂	ss	погиб				1		1	1	3
im	g ₂	ss	ss		1	1	1				1
im	g ₂	ss	sc				1		2		1
im	g ₂	s	погиб								1
im	g ₂	s	s								2
im	g ₂	sc	погиб	1	1		2		1		5
im	g ₃	погиб							1		
im	g ₃	g ₃	g ₃			1			1		1
im	g ₃	ss	погиб						1		
im	g ₃	ss	ss						3		1
im	ss	ss	ss								1
im	ss	ss	s		1						
im	ss	s	погиб			1	1				
im	s	погиб				1	2		1		1
im	s	s	погиб				1				
im	s	s	s	1	1						
im	s	s	sc				2				
im	s	sc	погиб			1	1	1			2
im	sc	погиб			1	4	1	1		1	6
Всего				50	60	58	58	41	137	54	125

Точно такие же таблицы построены и для других онтогенетических состояний. Однако нужно иметь в виду, что пределы изменчивости календарного возраста были разными. У виргинильных парциальных кустов они составляют 2-4 года, у молодых генеративных – 2-5 лет, у остальных – 3-8 лет. Таким образом, для парциальных кустов, зарегистрированных в имматурном онтогенетическом состоянии, обнаружено 102 варианта онтогенетических путей, в виргинильном – 71, молодом генеративном – 67, средневозрастном генеративном – 45, старом генеративном – 29, субсенильном – 13, сенильном – 5.

В современной литературе анализ онтогенетических путей разных видов растений практически этим и ограничивается: перечисляются все возможные пути и указывается их частота. Однако никакие статистические методы при этом не используются. Предлагаемый нами анализ дает возможность описать все многообразие онтогенетических путей и провести их сравнение.

Рассмотрим поэтапно весь ход статистического анализа онтогенетических путей брусники. Для удобства введем некоторые обозначения. Наблюдения велись 4 года, поэтому период 1999-2000 год обозначим как переход I→II (или второй учет, или второй год наблюдения), период

2000-2001 год – как переход II→III (или третий учет, или третий год наблюдения), период 2001-2002 год – как переход III→IV (или четвертый учет, или четвертый год наблюдения).

Смертность парциальных кустов

Первым этапом анализа является оценка частоты смертности (гибели) парциальных кустов брусники разных онтогенетических состояний в разных местообитаниях.

В табл. 4 первая строчка отражает гибель однолетних и двухлетних имматурных парциальных кустов в 2000 г. На основании этого можно построить следующую таблицу (табл. 5).

Таблица 5

Число имматурных парциальных кустов (ПК), погибших и выживших к моменту учета на следующий год (второй учет)

Календарный возраст (год жизни ПК)	Результат	Ценопопуляция				Всего
		1	3	4	5	
Однолетние	Погибли	4	20	13	9	46
	Выжили	46	38	28	45	157
	Всего	50	58	41	54	203
	Частота гибели, %	8,0	34,5	31,7	16,7	22,7
Двухлетние	Погибли	0	12	8	10	30
	Выжили	60	46	129	115	350
	Всего	60	58	137	125	380
	Частота гибели, %	0,0	20,7	5,8	8,0	7,9

Проведем анализ полученных результатов: есть ли различия между смертностью однолетних и двухлетних парциальных кустов как в пределах одной ценопопуляции (ЦП), так и в среднем для всех ценопопуляций; есть ли различия по данному показателю между ценопопуляциями в пределах одного года жизни парциального куста.

Рассмотрим полученные таблицы сопряженности отдельно по однолетним и двухлетним имматурным парциальным кустам. Проведенный анализ таблиц сопряженности с помощью критерия χ^2 , показал, что частота гибели различается в разных ЦП как у однолетних ($\chi^2=13,79$; $\nu=3$; $P<0,005$), так и у двухлетних растений ($\chi^2=19,0$; $\nu=3$; $P<0,0005$). Если провести объединение ЦП со сходными частотами отдельно по годам жизни (табл. 6), то различия между выделенными группами статистически высоко значимы ($P<0,01$), в то время как частоты внутри групп однородны ($P>0,1$).

Таблица 6

Частота гибели имматурных парциальных кустов в разных ЦП

Календарный возраст, лет	ЦП	Частота гибели, %
Однолетние	1+5	12,5
	3+4	33,3
Двухлетние	1+4+5	5,6
	3	20,7

Наибольшая смертность однолетних парциальных кустов наблюдается в ЦП 3 и 4 – свыше 30%, двухлетних в ЦП 3 – более 20%.

Сравнение частоты гибели одно- и двухлетних парциальных кустов (суммарно по всем ценопопуляциям) проводилось отдельно для каждой ценопопуляции с помощью критерия хи-квадрат. Для этого составлялись таблицы 2×2 и подсчитывалось значение χ^2 . Например, для ЦП 1 такая таблица выглядит следующим образом (табл. 7):

Таблица 7

Частота гибели имматурных парциальных кустов в ЦП 1

Календарный возраст	Результат		Всего
	Погибли	Выжили	
Однолетние	4	46	50
Двухлетние	0	60	60
Всего	4	106	110

Для табл. 7 (ЦП 1) значение $\chi^2=4,97$, для ЦП 3 $\chi^2=2,76$, для ЦП 4 $\chi^2=20,27$, для ЦП 5 $\chi^2=2,99$. После чего было получено объединенное значение χ^2 для всех четырех таблиц сопряженности 2×2 – $\chi^2=30,99$; $\nu=4$; $P<0,001$. Таким образом, средняя частота гибели (суммарно по всем ЦП) выше у однолетних (22,7%), чем у двухлетних (7,9%) (табл. 5). Отметим, что во всех ЦП частота гибели однолетних имматурных парциальных кустов выше, чем двухлетних. Другими словами, естественно предположить, что наиболее важным для вновь образовавшихся парциальных кустов является первая зима.

Анализ зависимости частоты гибели парциального куста от его календарного возраста в виргинильном (и последующих) онтогенетическом состоянии проводился также с помощью анализа таблиц сопряженности. Однако в этом случае ожидаемые численности были меньше допустимого ожидаемого, поэтому для анализа применяли точный критерий Фишера (с использованием компьютерной статистической программы RCEXACT). Анализ проводился отдельно для каждой ценопопуляции, в пределах одного года. В табл. 8 представлены первичные данные гибели виргинильных парциальных кустов в 2000 г. (второй

учет), а также указаны значения вероятности (Р) того, что распределения гибели парциальных кустов разного календарного возраста однородны.

Таблица 8

**Число виргинильных парциальных кустов,
погибших и выживших к моменту учета на следующий год (2000 г.)**

Календар- ный возраст, лет	ЦП 1		ЦП 3		ЦП 4		ЦП 5	
	Погибли	Выжили	Погибли	Выжили	Погибли	Выжили	Погибли	Выжили
2	0	14	3	6	1	24	1	25
3	1	61	10	30	5	97	1	54
4	0	12	3	13	5	35	1	21
Р	1,00		0,71		0,22		0,60	

Можно видеть, что в 2000 г. частота гибели виргинильных парциальных кустов в пределах каждой ЦП не зависит от их календарного возраста. Кроме того, можно оценить гибель виргинильных парциальных кустов и в 2001 г. Сюда относятся: а) виргинильные парциальные кусты, которые остались в 2000 г. в этом же онтогенетическом состоянии и погибли на следующий 2001 г. (в нашем случае таких вариантов не наблюдалось, т.е. частота гибели равна 0%); б) имматурные парциальные кусты, перешедшие в 2001 г. в виргинильное онтогенетическое состояние и погибшие в 2001 г. (таких вариантов также не выявлено, частота гибели равна 0%).

Аналогичным образом оценивалась зависимость гибели парциальных кустов других онтогенетических состояний от календарного возраста парциального куста. Оказывается, что календарный возраст не влияет на гибель парциального куста в определенной ЦП, в определенном онтогенетическом состоянии и в определенный год. Следующая задача – это сравнение частоты гибели парциальных кустов разных онтогенетических состояний в разных ЦП в разные годы. Для решения этой задачи был проведен трехфакторный дисперсионный анализ, где факторами выступали ЦП, онтогенетическое состояние и год исследования. Так как признак выражается в процентах, то необходимо преобразование частоты по формуле $2 \arcsin \sqrt{p}$ (где p – это частота смертности). Однако результаты, полученные с преобразованием и без преобразования данных, дали сходные результаты. Поэтому далее приводятся результаты анализа частот без преобразования.

Трехфакторный дисперсионный анализ показал, что значимыми являются факторы ЦП ($P=10^{-4}$) и онтогенетическое состояние ($P=10^{-6}$), а

также взаимодействие факторов ЦП \times Год и Онтогенетическое состояние \times Год. На рис. 1 представлена частота гибели парциальных кустов в разных ЦП (объединение по возрастным состояниям и срокам учета). Наибольшая смертность парциальных кустов характерна для ЦП 3, а наименьшая для ЦП 1, что наблюдалось и в случае имматурных парциальных кустов.

На рис. 2 представлен график взаимодействия факторов ЦП и год. Можно заметить, что на третий год наблюдения (II-III) смертность парциальных кустов во всех ЦП однородна, но наблюдаются различия на второй и четвертый год наблюдения. В обоих случаях высока частота смертности парциальных кустов в ЦП 3. Для ЦП 5 характерно возрастание доли погибших парциальных кустов от года к году.

На рис. 3 представлена частота гибели парциальных кустов разных онтогенетических состояний в разные годы. Наблюдается естественное увеличение смертности парциальных кустов по мере старения: низкая у виргинильных парциальных кустов и высокая у сенильных кустов. Кроме того, выражено резкое увеличение доли смертности субсенильных и сенильных парциальных кустов в третий и четвертый год наблюдения.

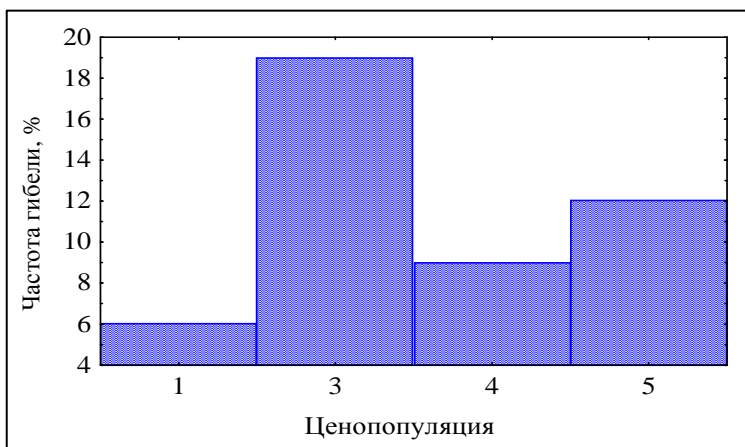


Рис. 1. Частота гибели парциальных кустов брусники в разных ЦП.

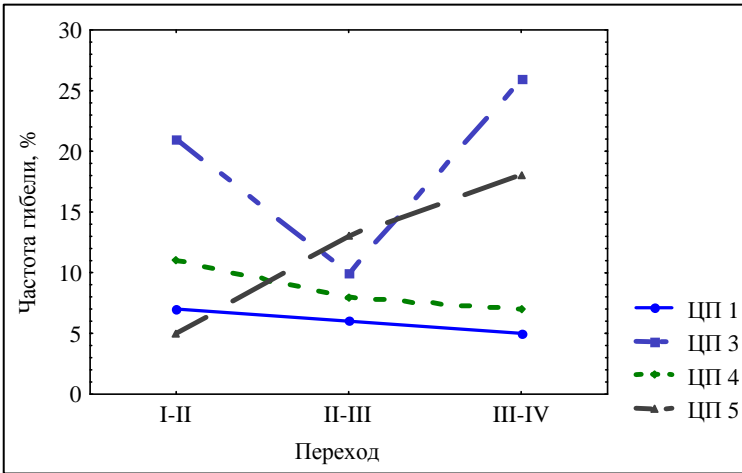


Рис. 2. Частота гибели парциальных кустов в разных ЦП в разные сроки учета.

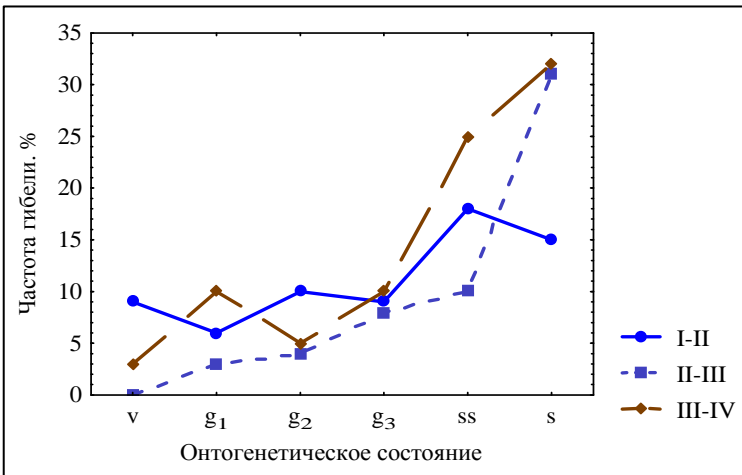


Рис. 3. Частота гибели парциальных кустов разных онтогенетических состояний в разные сроки учета.

Нахождение парциального куста в определенном онтогенетическом состоянии более одного года

Парциальные кусты, которые не погибли, могут остаться на следующий год в своем же онтогенетическом состоянии либо перейти в какое-либо другое онтогенетическое состояние. В дальнейшем анализе используются только выжившие парциальные кусты.

В табл. 9 представлены частоты парциальных кустов, оставшихся в имматурном онтогенетическом состоянии более одного года (данные получены из табл. 4).

Сравнение частоты имматурных парциальных кустов разного календарного возраста, оставшихся в имматурном онтогенетическом состоянии на второй год, проводилось отдельно для каждой ЦП с помощью критерия хи-квадрат, точно так же как и при оценке частоты гибели. Для этого составлялись таблицы 2×2 и подсчитывалось значение χ^2 , после чего было получено объединенное значение χ^2 для всех четырех таблиц сопряженности 2×2 ($\chi^2=85,74$; $\nu=4$; $P<0,001$). Средняя частота парциальных кустов, оставшихся в имматурном онтогенетическом состоянии на следующий год (суммарно по всем ЦП) выше у однолетних (39,5%), чем у двухлетних (8,3%).

Было проведено сравнение частоты парциальных кустов (оставшихся в имматурном онтогенетическом состоянии на второй год наблюдения) в разных ЦП отдельно для парциальных кустов разного календарного возраста. Это показатель различается в разных ЦП как у однолетних ($\chi^2=23,68$; $\nu=3$; $P<0,0005$), так и у двухлетних парциальных кустов ($\chi^2=9,30$; $\nu=3$; $P<0,01$).

Таблица 9

**Имматурные (im) парциальные кусты (ПК), оставшиеся в том же
онтогенетическом состоянии на второй год наблюдения**

Календарный возраст (год жизни ПК)	Результат	Ценопопуляция				Всего
		1	3	4	5	
Однолетние	Остались в im состоянии	27	3	13	19	62
	Перешли в другое состояние	19	35	15	26	95
	Всего	46	38	28	45	157
	Частота ПК, оставшихся в im состоянии, %	58,7	7,9	46,4	42,2	39,5
Двухлетние	Остались в im состоянии	2	1	17	9	29
	Перешли в другое состояние	58	57	112	106	321
	Всего	60	58	129	115	350
	Частота ПК, оставшихся в im состоянии, %	3,3	1,7	13,2	7,8	8,3

Если провести объединение ЦП со сходными частотами отдельно по годам жизни (табл. 10), то различия между выделенными группами ста-

статистически высоко значимы ($P < 0,01$), в то время как частоты внутри групп однородны ($P > 0,1$).

Таблица 10

Частота парциальных кустов, оставшихся в имматурном онтогенетическом состоянии более одного года в разных ЦП

Календарный возраст, лет	ЦП	Частота, %
Однолетние	1+4+5	49,6
	3	7,9
Двухлетние	1+3	2,5
	4+5	10,7

Наименьшая частота однолетних парциальных кустов, оставшихся в имматурном онтогенетическом состоянии, наблюдается в ЦП 3, которая отличается максимальной смертностью.

Для парциальных кустов остальных онтогенетических состояний мы также провели изучение влияния календарного возраста парциального куста на его возможность остаться в определенном онтогенетическом состоянии в разные сроки учета. Анализ данных, как и для оценки частоты гибели, проводили с помощью точного критерия Фишера (с использованием компьютерной статистической программы RCEXACT). Анализ показал, что календарный возраст не влияет на возможность парциального куста остаться в том же онтогенетическом состоянии или перейти в другое. Такая зависимость не была выявлена в пределах определенного онтогенетического состояния, определенной ЦП и при определенном сроке учета (т.е. в разные годы).

В пределах одной ЦП, одного онтогенетического состояния и одного перехода (одного года) частота парциальных кустов, оставшихся в своем онтогенетическом состоянии, одинаковая, поэтому был проведен трехфакторный дисперсионный анализ, где факторами выступали ЦП, онтогенетическое состояние и год исследования. Анализ данных по наблюдаемой частоте и частоте, преобразованной по формуле $2 \arcsin \sqrt{p}$ (где p – частота смертности), дал сходные оценки, поэтому далее приводятся результаты анализа частоты без применения преобразований. Число парциальных кустов виргинильного онтогенетического состояния в некоторых ЦП и при разных сроках учета было невелико, в дисперсионном анализе их не использовали. Точный критерий Фишера показал, что частота виргинильных парциальных кустов, оставшихся в этом же состоянии при следующем учете, не различается в разных ЦП и в разные годы и составляет в среднем 6,5%.

Результаты трехфакторного дисперсионного анализа показали, что значимыми являются только два фактора – ЦП ($P = 6 \times 10^{-4}$) и онтогенети-

ческое состояние ($P=10^{-6}$); третий фактор – переход и все взаимодействия не значимы.

На рис. 4 представлена частота парциальных кустов брусники, которые остались в том же онтогенетическом состоянии при следующем учете (объединение по онтогенетическим состояниям и годам).

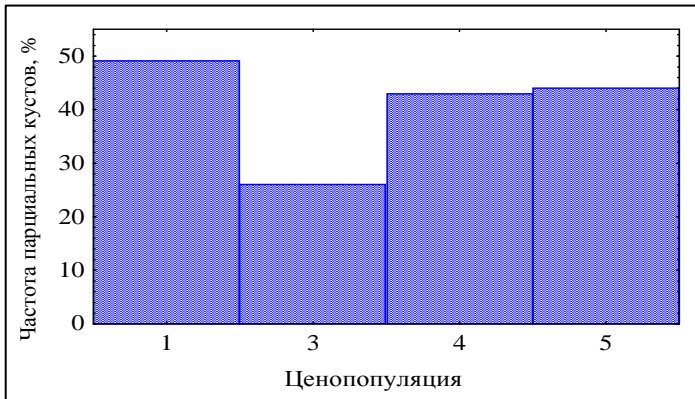


Рис. 4. Частота парциальных кустов, оставшихся в определенном онтогенетическом состоянии более одного года в разных ЦП.

Также как и у однолетних имматурных парциальных кустов, для ЦП 3 характерна низкая частота кустов, оставшихся в своем онтогенетическом состоянии – 25%. ЦП 1, 4 и 5 отличаются большими показателями – 43-49%, т.е. почти половина парциальных кустов не переходит в другое онтогенетическое состояние, а остается в том же состоянии, что и при предыдущем учете.

На рис. 5 представлена динамика изменения данного показателя по онтогенетическим состояниям. Достаточно четко прослеживается следующая тенденция: максимальная частота приходится на средневозрастные и старые генеративные парциальные кусты (57,0-59,7%), а чем моложе или чем старше парциальный куст, тем возможность нахождения в определенном онтогенетическом состоянии у него снижается. Нужно отметить, что частота кустов постгенеративного периода, остающихся в своем состоянии, выше (23,6-37,0%), чем у молодых генеративных парциальных кустов (18,2%).

Таким образом, более молодые парциальные кусты (двухлетние имматурные, виргинильные и молодые генеративные) быстрее достигают средневозрастного генеративного онтогенетического состояния. В средневозрастном и старом генеративном состоянии они находятся пример-

но в половине случаев, а далее опять наблюдается увеличение частоты кустов, перешедших в другое онтогенетическое состояние.

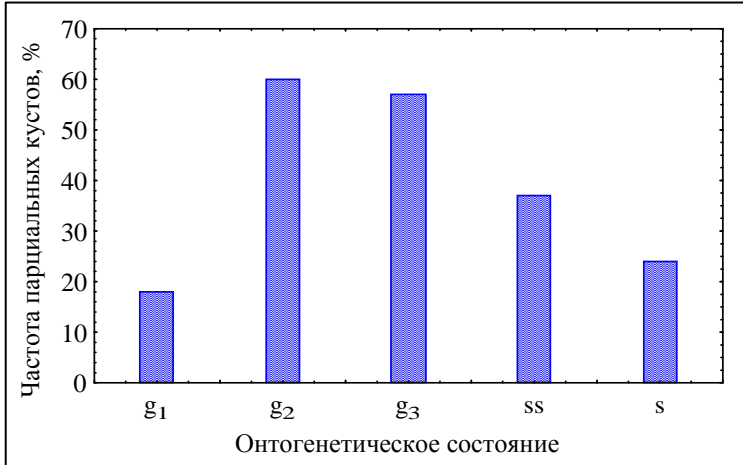


Рис. 5. Частота парциальных кустов, оставшихся в определенном онтогенетическом состоянии при следующем учете.

Спектры парциальных кустов, перешедших в другое онтогенетическое состояние

Парциальные кусты брусники, которые не погибли, и не остались в том же онтогенетическом состоянии, на следующий учет были зарегистрированы в других онтогенетических состояниях. Мы провели анализ онтогенетических спектров для парциальных кустов разных онтогенетических состояний (от имматурного до субсенильного) в разные годы. Проверяли зависимость перехода в определенное онтогенетическое состояние: 1) от календарного возраста парциального куста, 2) от того, в каком онтогенетическом состоянии был парциальный куст ранее (для третьего и четвертого учета), 3) от времени учета (условия года).

Вначале необходимо выявить, есть ли зависимость перехода парциального куста в определенное онтогенетическое состояние от его календарного возраста. Для этого необходимо составить возрастные спектры отдельно по онтогенетическим состояниям и отдельно по годам. На рис. 6 представлены возрастные спектры для имматурных парциальных кустов на второй год.

Возрастные спектры для однолетних иматурных парциальных кустов на второй год не различаются в разных ЦП ($\chi^2=9,45$; $v=9$; $P>0,3$), на рис. 6А приведен объединенный возрастной спектр для всех изученных ЦП. Большая часть однолетних иматурных парциальных кустов на второй год переходят в следующее – виргинильное онтогенетическое состояние (46,3%). Намного меньше кустов пропускают одно – два онтогенетических состояния и переходят либо в молодое генеративное (28,4%), либо сразу в средневозрастное генеративное (12,6%) онтогенетическое состояние. Частота кустов, перешедших в старое генеративное состояние невелика – 1,1%. Однако, мы не можем с уверенностью сказать, что данный куст пропустил какое-либо онтогенетическое состояние. Возможно, продолжительность данного состояния была очень короткой, и мы не наблюдали это состояние вследствие того, что учет проводился один раз в год. Характерна высокая частота парциальных кустов постгенеративного периода (11,1%).

Возрастные спектры двухлетних парциальных кустов различны в разных ЦП (рис. 6, Б-Д, $\chi^2=25,18$; $v=4$; $P<0,005$). Можно заметить, что

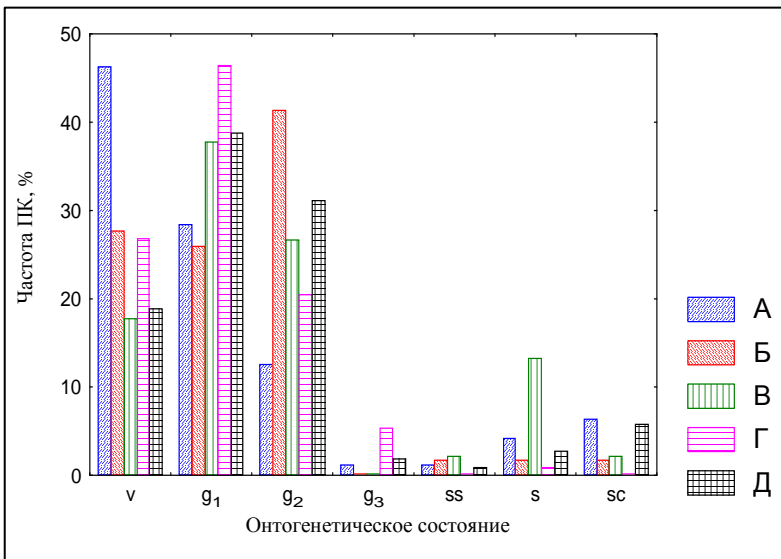


Рис. 6. Возрастные спектры для иматурных парциальных кустов на второй учёт (переход I→II): А – для однолетних иматурных парциальных кустов, Б – для двухлетних иматурных парциальных кустов в ЦП 1, В – для двухлетних иматурных парциальных кустов в ЦП 3, Г – для двухлетних иматурных парциальных кустов в ЦП 4, Д – для двухлетних иматурных парциальных кустов в ЦП 5.

парциальные кусты, находившиеся 2 года в имматурном состоянии, развиваются в среднем быстрее. Частота молодых генеративных парциальных кустов (в целом для всех ЦП) составляет 38,9%, средневозрастных и старых генеративных парциальных кустов – 31,2%, т.е. у двухлетних имматурных парциальных кустов наблюдается сдвиг в более старшие онтогенетические состояния, по сравнению с однолетними имматурными парциальными кустами.

Во всех ЦП на второй учет возрастные спектры двухлетних парциальных кустов отличаются от однолетних ($P < 0,005-0,001$).

Для анализа возрастных спектров на третий год наблюдения включаются имматурные парциальные кусты, зарегистрированные в этом онтогенетическом состоянии в 2000 г., и перешедшие в другое онтогенетическое состояние в 2001 г. Так как календарный возраст парциальных кустов определяли в 1999 г., то это будут уже двухлетние и трехлетние имматурные парциальные кусты. На третий год наблюдения (переход II→III) возрастные спектры для всех имматурных парциальных кустов разного возраста (2-х и 3-х летних) однородны ($P=0,93$) (рис. 7). Эти возрастные спектры отличаются от спектров для однолетних имматурных кустов во второй год и для двухлетних имматурных парциальных кустов в ЦП 3 и не отличаются от возрастных спектров других ЦП (№ 1, 4 и 5). На третий год (II→III) в возрастном спектре преобладают молодые генеративные парциальные кусты – 39,0%. Достаточно высока частота средневозрастных генеративных (26,8%) и виргинильных (18,3%) парциальных кустов.

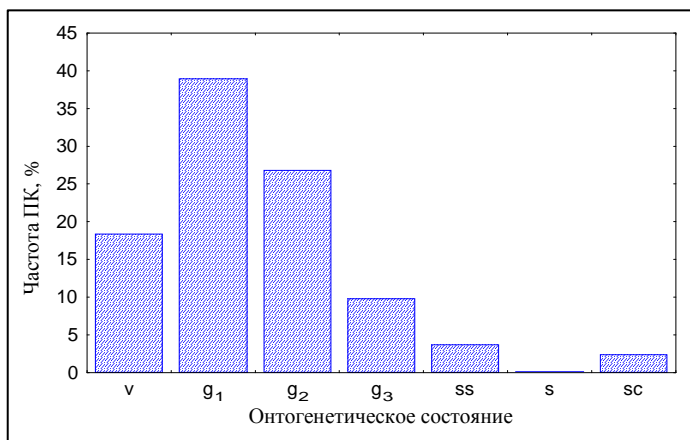


Рис. 7. Возрастные спектры для имматурных парциальных (ПК) кустов на третий год (II→III).

Парциальных кустов, которые остались и на третий год в имматурном онтогенетическом состоянии, не было.

Аналогичным образом для остальных онтогенетических групп определяли зависимость от календарного возраста перехода парциальных кустов в другие онтогенетические состояния в пределах одной ЦП и одного года. Начиная с виргинильного онтогенетического состояния, календарный возраст парциального куста не влияет на его переход в какое-то определенное онтогенетическое состояние.

Так как календарный возраст парциального куста не влияет на переход в другое онтогенетическое состояние, данные по одной ЦП и одному году, но для разного календарного возраста можно объединить. Далее в пределах одного года и в пределах одной ЦП можно провести анализ зависимости перехода парциального куста от того, в каком онтогенетическом состоянии находился парциальный куст в предыдущие учеты. Для этого составлена табл. 11.

Таблица 11

Возрастные спектры молодых генеративных (2000 г.) парциальных кустов на третий год наблюдения (2001 г.) в ЦП 4

Онтогенетическое состояние в предыдущем учете (в 1999 г.)	Онтогенетические состояния в 2001 г.					Всего
	g ₂	g ₃	ss	s	sc	
im	19	8	4	2	5	38
v	30	8	3	1	2	44
g ₁	35	12	6	-	1	54
Всего	84	28	13	3	8	136

Анализ полученной таблицы сопряженности проводился с помощью точного критерия Фишера (с использованием компьютерной программы RCEXACT). Для табл. 11 значение $P=0,30$. Аналогичным образом получены результаты для всех онтогенетических состояний, начиная с молодого генеративного, для третьего и четвертого года наблюдения. Оказывается, что во всех случаях на изменение онтогенетического состояния не влияет то, в каком онтогенетическом состоянии находился парциальный куст в предыдущие учеты. Данные, полученные таким образом, опять объединяются. В итоге мы получаем возрастные спектры отдельно для онтогенетического состояния, в пределах одной ЦП и одного года.

Мы сравнивали возрастные спектры переходов парциальных кустов в разных ЦП в пределах одного года наблюдения, а также возрастные спектры переходов парциальных кустов пределах одной ЦП в разные годы. В пределах одного года ЦП, не различающиеся по возрастным спектрам, были объединены. В качестве меры, которая бы оценивала распределение парциальных кустов по онтогенетическим группам в

последующие годы, нами был использован индекс возрастности Δ А.А. Уранова [18]. Он показывает соотношение парциальных кустов разных онтогенетических состояний, и характеризует пути развития парциальных кустов в ЦП. В итоге были получены следующие результаты.

Виргинильные парциальные кусты. Возрастные спектры в разные сроки учета (I→II, II→III, III→IV) в пределах одной ЦП как различаются (ЦП 1 и 5), так и не различаются (ЦП 3 и 4). Т.е. влияние условий года на ранние этапы развития куста носит локальный местный характер, что обусловлено местоположением конкретной популяции.

На переходе I→II выделяются 3 группы однородных по возрастному спектру ЦП: ЦП 4, ЦП 1+5 и ЦП 3. На переходе II→III таких групп только две – ЦП 1+4+5 и ЦП 3 (рис. 8). Парциальных кустов, которые остались и на третий год в виргинильном онтогенетическом состоянии, не было.

Высокая частота парциальных кустов брусники характерна для молодого и средневозрастного генеративных состояний. Частота их колеблется от 15-17% в ЦП 3 до 25-62% в других ЦП, причем частота средневозрастных генеративных парциальных кустов в ЦП 3 выше (51-62%), чем в других ЦП. Частота парциальных кустов старого генеративного состояния и постгенеративных во всех случаях составляет не более 13%.

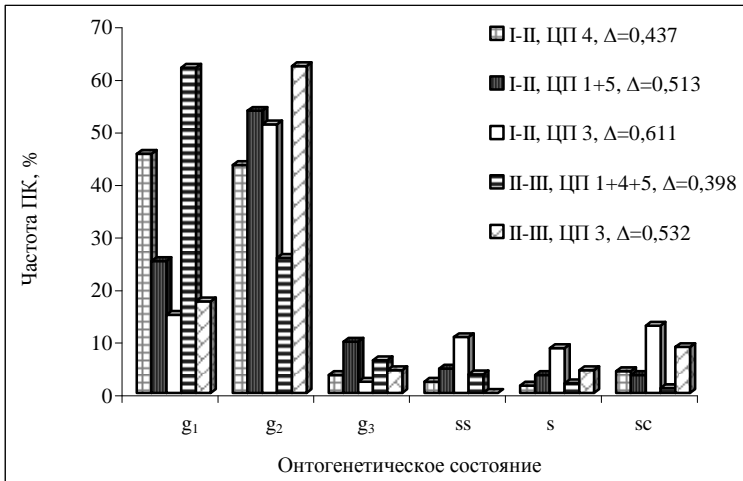


Рис. 8. Возрастные спектры для виргинильных парциальных кустов в разные переходы (годы).

Таким образом, в ЦП 3 наблюдается смещение онтогенетических спектров в сторону старых онтогенетических состояний. Индекс возрастности в оба года очень высок – 0,611 и 0,532. Таким образом, можно предположить, что в ЦП 3 парциальные кусты проходят свой онтогенез быстрее, по сравнению с другими ЦП. Кроме того, можно видеть, что на переходе II→III в ЦП 1, 4 и 5 наблюдаются замедленные темпы развития ($\Delta=0,398$), парциальные кусты в основном переходят в следующее онтогенетическое состояние. Частота же парциальных кустов, которые пропустили одно или несколько онтогенетических состояний невелико (не более 30% и 10% кустов, соответственно). В то же время при предыдущем учете в этих же популяциях наблюдался более быстрый ход онтогенеза – индекс возрастности равен 0,437-0,513.

Молодые генеративные парциальные кусты. Возрастные спектры в разные сроки учета (I→II, II→III, III→IV) различаются во всех ЦП. На переходе I→II выделяются две группы однородных по возрастному спектру ЦП: ЦП 1+4 и ЦП 3+5. На переходе II→III возрастные спектры во всех ЦП однородны. На переходе III→IV таких групп также две, но комбинация их несколько иная – ЦП 1+3+4 и ЦП 5 (рис. 9).

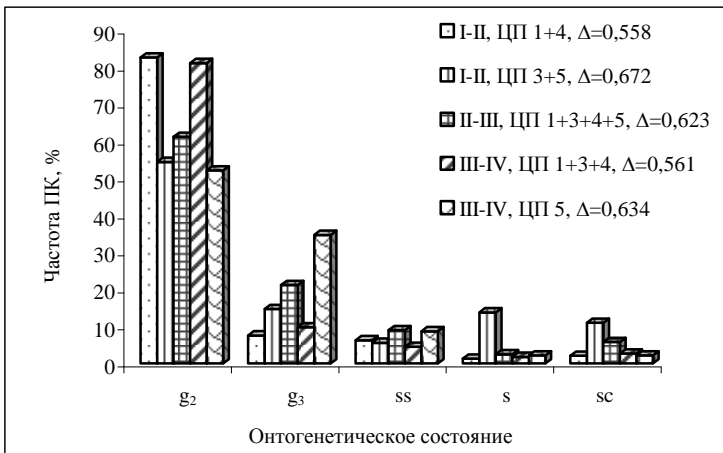


Рис. 9. Возрастные спектры для молодых генеративных парциальных кустов в разные переходы (годы).

Во всех случаях достаточно высокой частотой характеризуются средневозрастные генеративные парциальные кусты – не менее 50%. Можно заметить, что для некоторых групп однородных по возрастному

спектру ЦП наблюдается смещение в сторону перехода парциального куста в более старое онтогенетическое состояние. Такими группами являются ЦП 3 и 5 в переходе I→II, все ЦП в переходе II→III и ЦП 5 в переходе III→IV. Для них характерна низкая частота средневозрастных генеративных парциальных кустов и высокая частота старых генеративных кустов по сравнению с другими группами. В последних парциальные кусты проходят онтогенез быстрее (индекс возрастности колеблется от 0,623 до 0,672).

Средневозрастные парциальные кусты. Возрастные спектры в разные сроки учета (I→II, II→III, III→IV) различаются также во всех ЦП, как и у молодых генеративных парциальных кустов. На переходе I→II выделяются две группы однородных по возрастному спектру ЦП: ЦП 1 и ЦП 3+4+5. На переходе II→III – две группы – ЦП 1+4 и ЦП 3+5. На переходе III→IV таких групп тоже две, но комбинация их опять иная – ЦП 1+4+5 и ЦП 3 (рис. 10). Т.е., опять в той или иной степени на всех переходах отделяются ЦП 3 и 5. Точно так же как для других онтогенетических состояний в возрастных спектрах с участием ЦП 3 и 5 происходит смещение доли парциальных кустов в более старые онтогенетические состояния: частота старых генеративных парциальных кустов ниже, а частота парциальных кустов постгенеративного периода выше по сравнению с ЦП 1 и 4. Естественно, что в этих ЦП (№ 3 и 5) парциальные кусты проходят онтогенез быстрее, причем на переходе I→II и II→III (Δ равен 0,851 и 0,849, соответственно).

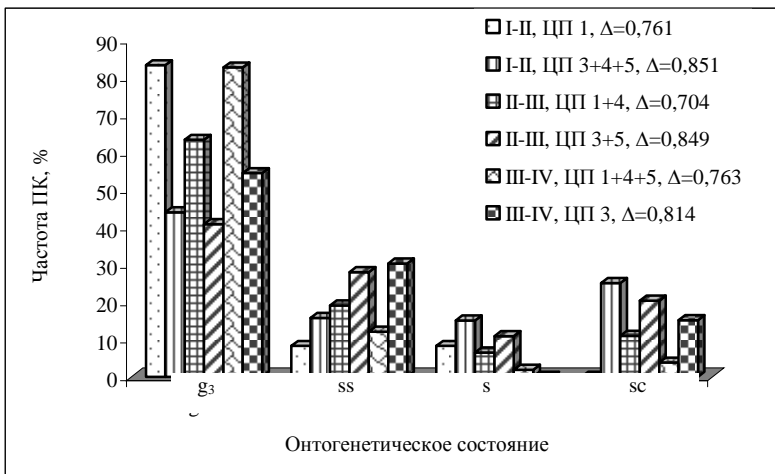


Рис. 10. Возрастные спектры для средневозрастных генеративных парциальных кустов в разные переходы (годы).

Старые генеративные парциальные кусты. В пределах одной ЦП возрастные спектры в разные годы (I→II, II→III, III→IV) не различаются во всех ЦП (рис. 11). Спектром онтогенетических состояний от других ЦП опять отличается ЦП 3, а также ЦП 1. Для ЦП 3 характерно смещение в онтогенетических спектрах к более старым парциальным кустам, т.е. здесь опять парциальные кусты проходят свой онтогенез быстрее, вернее, быстрее погибают. Для всех случаев характерна низкая доля сенильных парциальных кустов. Для ЦП 1 отмечена высокая частота субсенильных парциальных кустов (68,8%), низкая сенильных и отмирающих (14-17%). В ЦП 4 и 5 высока частота парциальных кустов, перешедших в субсенильное онтогенетическое состояние – 48,5%, несколько ниже частота отмирающих кустов – 36,2% и очень низкая сенильных кустов – 15,3%.

Субсенильные парциальные кусты. Возрастные спектры в разные сроки учета (I→II, II→III, III→IV) для этой онтогенетической группы не различаются между собой, поэтому анализ проводился по объединенным данным. На рис. 12 представлены частоты парциальных кустов разных онтогенетических состояний, в которые могут переходить субсенильные парциальные кусты. ЦП объединяются в две группы – ЦП 1 и ЦП 3+4+5.

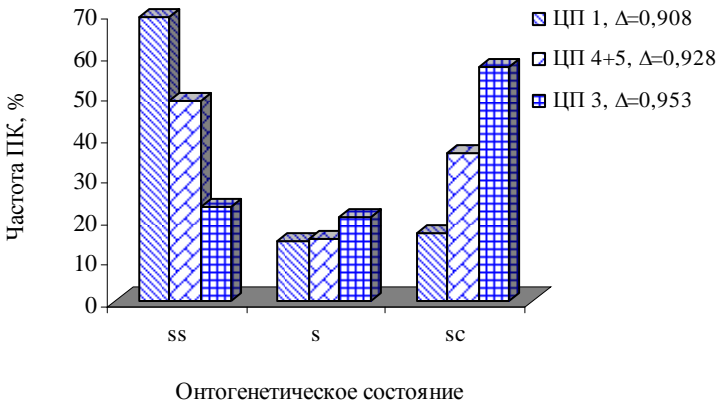


Рис. 11. Возрастные спектры для старых генеративных парциальных кустов.

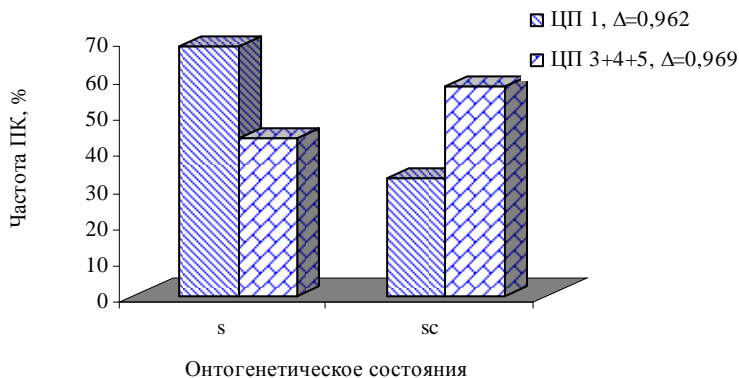


Рис. 12. Возрастные спектры для субсенильных парциальных кустов в разные переходы (годы).

Для ЦП 1 в большей степени характерен переход в сенильное состояние, и в меньшей мере – в отмирающее состояние. Для других ЦП наблюдается противоположная картина. В этом случае парциальные кусты переходят в отмирающее состояние, т.е. быстрее погибают.

Заключение

Таким образом, те парциальные кусты, которые не погибли и не остались в своем же онтогенетическом состоянии, переходят, в другое онтогенетическое состояние. Возможен пропуск одного или нескольких онтогенетических состояний. Частота, принцип и особенности переходов в другое онтогенетическое состояние, пропуск онтогенетических состояний зависят от ряда причин: от возраста парциального куста (у имматурных парциальных кустов); от особенностей года наблюдения; от местообитания конкретной ценопопуляции; условий произрастания каждого конкретного куста и, по-видимому, от биологических особенностей самого куста.

Спектры онтогенетических состояний различны в разных ЦП и переходах. В ЦП 3 и в меньшей степени в ЦП 5 парциальные кусты характеризуются более быстрым ходом онтогенеза. Это может быть объяснено несколькими причинами. Во-первых, ЦП 3 характеризуется наиболее высокой гибелью парциальных кустов разных онтогенетических состояний. Во-вторых, в данной ЦП отмечена низкая частота парциальных

кустов, которые остались в своем онтогенетическом состоянии. В-третьих, это может быть связано с экологическими условиями данного местообитания. Хотя экологические шкалы и не выявили резких отличий, ЦП 3 – это более открытое местообитание, так как занимает опушечное положение. Полнота древостоя в данном местообитании самая низкая – 0,5 (тогда как в других полнота древостоя составляет 0,8). В-четвертых, это – сравнительно молодая популяция, которая сформировалась после низового пожара в 1972 году.

То быстрый, то более медленный ход онтогенеза парциальных кустов в ЦП 5, вероятно, связан с тем, что эта ценопопуляция самая старая. Возраст древостоя составляет около 90 лет. Популяция сформировалась очень давно, и, возможно, онтогенез парциальных кустов зависит от условий года и различного влияния этих условий на парциальные кусты разных онтогенетических состояний.

ЦП 1 сформировалась сравнительно недавно – после низового пожара в 1993 году. Она восстанавливается из оставшихся неповрежденных огнем корневищ брусники, а также благодаря вегетативному разрастанию особей брусники из участков, не затронутых пожаром.

ЦП 4 является, по-видимому, самой устойчивой, она имеет самый высокий индекс восстановления – 0,42, высокий индекс замещения – 0,61 и низкий индекс старения – 0,08. В данной ЦП онтогенез парциальных кустов не подвержен каким-либо сильным динамическим вариациям и отличается более-менее устойчивым ходом.

Следовательно, онтогенетические пути парциальных кустов брусники чрезвычайно изменчивы и обусловлены целым комплексом факторов.

Таким образом, наблюдение за маркированными парциальными кустами брусники в течение четырех лет выявило большое разнообразие онтогенетических путей.

В среднем наибольшая смертность парциальных кустов характерна для однолетних имматурных и субсенильных парциальных кустов – более 20%. Высокая гибель парциальных кустов обусловлена также экологическими условиями местообитания и условиями года.

Чаще остаются в своем онтогенетическом состоянии однолетние имматурные и субсенильные парциальные кусты (40%), средневозрастные и старые генеративные парциальные кусты (55%).

Переход парциальных кустов в другое онтогенетическое состояние обусловлен целым рядом факторов. В качестве меры, определяющей переходы парциальных кустов в другие онтогенетические состояния, можно использовать индекс возрастности А.А. Уранова, характеризую-

щий возрастные спектры. В разные годы парциальные кусты одного онтогенетического состояния дают различные спектры. В один и тот же год парциальные кусты одного онтогенетического состояния переходят в разные онтогенетические состояния.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (06-04-49191-а) и гранта МарГУ (задание Минобразования РФ).

Библиографический список

1. Авдошенко А.К. Семенное размножение брусничных // Доклады АН СССР. 1948. Т. 60, № 5. С. 897-899.
2. Брусника: Морфология и анатомия. Фитоценотическая приуроченность. Урожайность. Хранение и переработка. Химический состав ягод / Юдина В.Ф., Белоногова Т.В., Колупаева К.Г. и др. – М., 1986. 78 с.
3. Жуйкова И.В. О некоторых особенностях роста и развития видов *Vaccinium* в условиях Хибинских гор // Бот. журнал. 1959. Т.44. №3. С. 322-332.
4. Жуйкова И.В. Особенности формирования морфологической структуры куста черники, голубики и брусники в условиях горных тундр Хибин // Продуктивность дикорастущих ягодников и их хозяйственное использование. – Киров, 1972. С. 21-25.
5. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
6. Жукова Л.А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. 2001. № 3. С. 169-176.
7. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984. 424 с.
8. Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г. Опыт разработки и использования базы данных в лесной фитоценологии // Лесоведение. 1996. № 1. С. 76-83.
9. Мазная Е.А. Влияние промышленных выбросов на состояние и структуру ценопопуляций *Vaccinium myrtillus* L. и *Vaccinium vitis-idaea* L. (Кольский п-ов) // Растит. ресурсы. 2001. Т. 37. Вып. 3. С. 1-12.
10. Миронов К.А. Возрастной состав парциальных кустов *Vaccinium vitis-idaea* на гарях // Растит. ресурсы. 1983. Т. 19. Вып. 4. С. 493-497.
11. Прокопьева Л.В. Экологические особенности популяций брусники *Vaccinium vitis – idaea* L. в условиях подтаежных лесов Марийской низменности. Автореф. дисс. ... к.б.н. – Н.Новгород, 2006. 22 с.
12. Прокопьева Л.В., Глотов Н.В. Календарный и биологический возраст парциальных кустов брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. // Методы популяционной биологии. Сб. матер. VII Всероссийского популяционного семинара. – Сыктывкар, 2004. Ч. 2. С. 166-167.

13. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7-204.
14. Солоневич Н.Г. Материалы и эколого-биологическая характеристика болотных трав и кустарников. Вып. 2. – М.- Л.: Изд-во АН ССР, 1956. С. 307-497.
15. Тимошок Е.Е. Семейство брусничные (*Vaccinium*) в Западной Сибири (распространение, экология, популяционная биология и охрана). Дисс. ... д.б.н. Томск, 1998а.
16. Тимошок Е.Е. Экология брусничных в Западной Сибири / Экология рационального природопользования. – Томск: Изд-во Спектр ИОА СО РАН, 1998б. 45 с.
17. Тимошок Е.Е., Паршина Н.В. Возрастная структура ценопопуляций *Vaccinium vitis-idaea* L. в Западной Сибири // Растит. ресурсы. 1992. Вып. 3. С.1-14.
18. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Научн. докл. высшей школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7-34.
19. Федосова Г.А. Возрастной состав побегов брусники и черники в естественных популяциях Сибири // Брусничные в СССР, 1990. С. 129-133.
20. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – М., 1983. 197 с.
21. Шутов В.В. Поливариантность онтогенеза кустарничков // Труды VI междунар. конф. по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. – М., 1999. С. 224-225.

ONTOGENY PATHWAYS OF THE COWBERRY PARTIAL SHRUBS (*VACCINIUM VITIS-IDAEA* L.)

L.V. Prokopyeva, N.V. Glotov

Development rates were examined in partial shrubs of cowberry *Vaccinium vitis-idaea* in 1999-2002, at the territory of the state nature reserve «Bolshaya Kokshaga», in four pine stands with green mosses. Characteristic of the examined localities is presented.

Four-year observations performed on the marked cowberry partial shrubs revealed a variety of ontogeny pathways. The report presents data on 102 variants developed by the cowberry partial shrubs been registered in immature ontogenetic state. The partial shrubs that were registered in virginal ontogenetic state revealed 71 variants; those in young generative state developed 67 variants; the corresponding values also made: 45 – for the plants in middle-age generative state, 29 – for those in old generative state, 13 – for the subsenile and 5 – for the senile one.

In all cenopopulations, some part of partial shrubs perished, whereas others demonstrated transitions with either successive development of all ontogenetic states, or retained the same

state of ontogeny for more than a year, or even omitted some ontogeny states. On an average, the highest mortality of partial shrubs (exceeding 20%) was observed in one-year immature and subsenile partial shrubs. High mortality of partial shrubs was also caused by ecological conditions of both habitats and seasons. Specimens that retained their ontogeny state were usually immature one-year plants and subsenile partial shrubs (about 40%), or either the middle-aged and old-generative partial shrubs (55%).

Transition of partial shrubs into another ontogenetic state is caused by a whole variety of factors. As a measure to determine the transition of partial shrubs into other ontogenetic states, one can use the age index proposed by A. Uranov to characterize age spectra. In different years, partial shrubs of the same ontogenetic state appear to develop distinct spectra. In the same year, partial shrubs of the same ontogenetic state transform to different ontogenetic states.